УДК 591.483:599.537

С. А. Гилевич, А. П. Мангер

ИННЕРВАЦИЯ РОТОВОЙ ПОЛОСТИ ЧЕРНОМОРСКИХ ДЕЛЬФИНОВ

Нервный аппарат ротовой полости является начальным звеном функциональной системы питания, и изучение его строения у зубатых китообразных способствует пониманию морфо-функциональной специализации этих животных.

В работе представлены результаты изучения иннервации ротовой полости представителей семейства дельфиновых — афалины (*Tursiops truncatus* M.), обыкновенного дельфина (*Delphinus delphis* L.) и морской свиньи (*Phocoena phocoena* L.), обитающих в Черном море. Использован материал, взятый от 8 погибших животных. Применены методики макро-микроскопического препарирования по В. П. Воробьеву и импрегнации азотнокислым серебром по Бильшовскому-Грос.

В литературе у китообразных описаны внутричерепные отделы V, VII, IX, XII пар черепномозговых нервов, осуществляющих иннервацию органов ротовой полости, места выхода этих нервов из полости черепа, топография основных ветвей (Клейненберг и др., 1964; Hosokava, Kamija, 1965; Jansen jansen, 1969 и др.). Однако в этих работах нет конкретных сведений об иннервации структур ротовой полости. Частично эти вопросы освещены лишь в работах Qiacometti (1967), Б. Г. Хоменко (1970), В. Ф. Куликова (1972), Г. Б. Агаркова и др. (1973, 1974, 1975).

Иннервация дна ротовой полости, кожи нижней губы и слизистой оболочки десен у дельфинов осуществляется ветвями нижнечелюстного нерва от V пары черепномозговых нервов. Кроме того, в иннервации мускулатуры дна ротовой полости принимает участие подъязычный нерв.

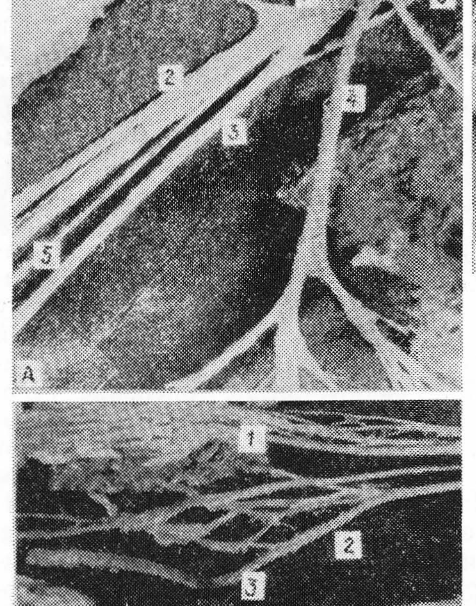
Нижнечелюстной нерв (n. mandibularis) выходит из полости черепа через овальное отверстие и отдает ряд двигательных и чувствительных ветвей к органам головы. Иннервация полости рта осуществляется за счет следующих ветвей: челюстно-подъязычного нерва, щечного нерва, нижнего луночкового нерва и язычного нерва (рис. 2).

Челюстно-подъязычный нерв (n. mylohyolaeus) отходит непосредственно от нижнечелюстного. Из-под края нижней челюсти он направляется вниз и вперед и иннервирует одноименный мускул и оральное брюшко двубрюшного мускула. В двубрюшный мускул нерв проникает с медиальной поверхности 1—2 ветвями (рис. 1). Его основной ствол, следуя по вентральной поверхности челюстно-подъязычного мускула, отдает 4—5 крупных ветвей, каждая из которых после вторичного деления разделяется на 6—8 стволиков, проникающих в толщу мускула (рис. 1). Между мелкими стволиками наблюдаются довольно многочисленные соединительные веточки, имеющие форму дуг и петель. Передняя из крупных ветвей самая длинная. Она идет параллельно краю нижней челюсти и отдает по ходу ряд тонких веточек, иннервирующих передний отдел межчелюстного мускула и достигающих кончика рыла. Эти стволики, разветвляясь, образуют мелкоячеистую сеть, ориентированную в различных плоскостях. Деление челюстно-подъязычного нерва смешанной формы: ветви 2-го порядка отходят в основном по магистральному типу, а более мелкие — по рассыпному. Передняя ветвь делится по магистральному типу вплоть до ветвей 3—4-го порядка.

Щечный нерв (n. buccalis) проходит между крыловидными мускулами, направляется несколько вверх и вперед, затем разделяется на несколько веточек, которые прободают щечную мышцу и входят в кожу щеки. Некоторые из них иннервируют кожу губ в области углов рта.

Нижний луночковый нерв (n. alveolaris inferior) — один из самых мощных в нижнечелюстной порции тройничного нерва. Являясь продолжением основного ствола (n. mandibularis), он входит в канал нижней челюсти, где делится на ряд ветвей крупного и мелкого калибра, образующих нижнее зубное сплетение (plexus dentalis inf.) (рис. 3). От этого сплетения отходят веточки, иннервирующие зубные органы (r. r. dentales inf.) и десны (r. r. gingivales inf.).

Через отверстия в нижней челюсти выходят ветви подбородочного нерва (n. mentalis), иннервирующие кожу губ. До входа в нижнечелюстной канал луночковый нерв отдает крупную соединительную ветвь к язычному нерву. Она направляется вниз и вперед, пересекая под острым углом несколько стволов, отходящих от язычного нерва, затем



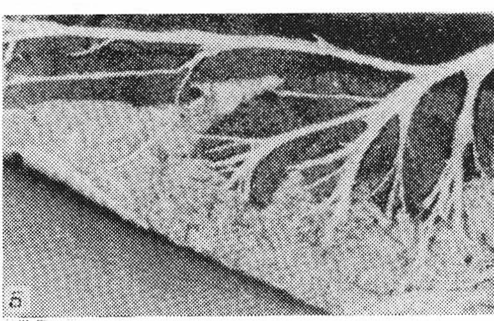


Рис. 1. Иннервация ротовой полости афалины (фото с препарата):

А — нижнечелюстной нерв; *1* — основной ствол; *2* — нижний луночковый нерв; *3* — язычный нерв; *4* — челюстно-подъязычный нерв; *5* — соединительная ветвь между луночковым и язычным; *6* — барабанная струна; *Б* — челюстно-подъязычный нерв; *В* — язычный нерв; *1* — верхняя; *2* — средняя; *3* — нижняя ветви.

раздваивается и охватывает при этом одну из ветвей язычного нерва. В месте контакта между язычным и луночковым нервами наблюдаются тоненькие, различимые только под лупой соединительные стволики. После обмена волокнами с язычным нервом одна из ветвей нижнего луночкового нерва направляется медиально и иннервирует слизистую оболочку десны, другая идет вперед, прободает подбородочно-язычный мускул в области его бокового края и разветвляется в слизистой оболочке переднего отдела дна ротовой полости.

Язычный нерв (n. lingualis), отделившись от нижнечелюстного нерва несколько впереди n. mylohyoideus, идет по медиальной поверхно-

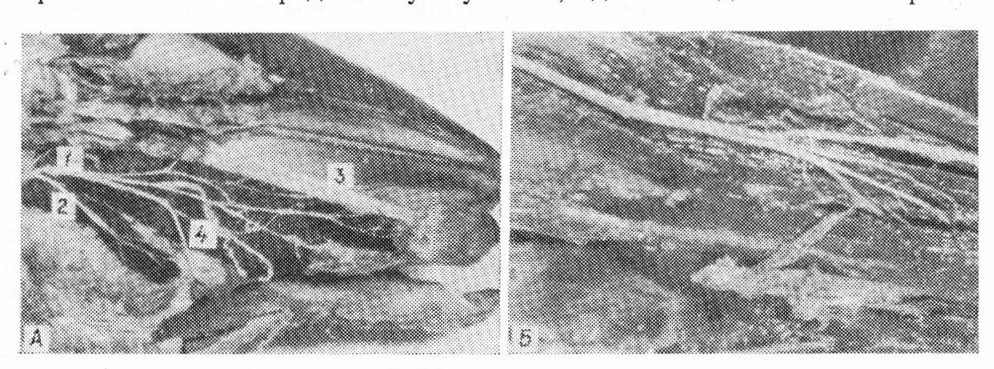


Рис. 2. Иннервация ротовой полости морской свиньи (фото с препарата):

А — нижний луночковый нерв; *2* — челюстно-подъязычный; *3, 4* — ветви язычного нерва; *Б* — иннервация подбородочно-подъязычного мускула подъязычным нервом.

сти крыловидного мускула. На расстоянии 1—1,5 см от места отхождения к язычному нерву присоединяется барабанная струна, которая подходит к нему косо сзади и снизу. Выйдя на дорсальную поверхность челюстно-подъязычного мускула, язычный нерв делится на три ветви — верхнюю, среднюю и нижнюю (рис. 1). Верхняя, наиболее тонкая, направляется медиально и вверх, проходит под слизистой оболочкой дна ротовой полости и в области 18—20-го нижних зубов распадается на мелкие стволики, иннервирующие слизистую оболочку десны. Средняя ветвь (n. sublingualis) иннервирует слизистую оболочку переднего отдела дна ротовой полости, десен и верхушку языка. От нее отходят соединительные ветви к подъязычному нерву (n. hypoglossus), нижней ветви язычного нерва, а описанные выше тоненькие стволики — к нижнему луночковому нерву. Соединяясь между собой, ветви язычного нерва образуют крупнопетлистое сплетение между челюстно-подъязычным мускулом и скелетными мускулами языка. По ходу n. sublingualis наблюдается утолщение, являющееся, по-видимому, подъязычным вегетативным узлом (ganglion sublingualis). Нижняя ветвь язычного нерва самая мощная. Следуя вниз и вперед по латеральной поверхности подбородочно-язычного мускула, она дугообразно изгибается и входит в язык между правым и левым подбородочно-язычными мускулами. Следует отметить, что у морской свиньи нижняя ветвь язычного нерва перед изгибом дихотомически делится и в язык указанный нерв входит двумя ветвями, у афалины же и обыкновенного дельфина язычный нерв проникает в скелетные мышцы языка одним стволом.

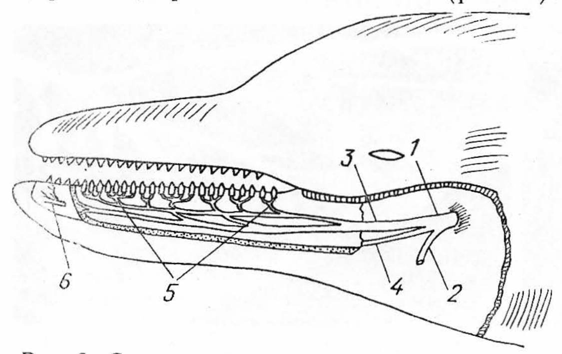


Рис. 3. Схема ветвления нижнего луночкового нерва у дельфинов:

1 — нижнечелюстной; *2* — челюстно-подъязычный; *3* — нижний луночковый; *4* — язычный; *5* — зубные ветви нижнего луночкового; *6* — подбородочный.

Подъязычный нерв (n. hypoglossus) иннервирует подбородочно-подъязычный мускул, отдавая к нему веточку, которая вначале идет по дорсальной поверхности указанного мускула, а затем разделяется у афалины и обыкновенного дельфина на 5—6, у морской свиньи — на 3—4 стволиков. Разделясь повторно, эти стволики погружаются в мышечную ткань в области задней трети мускула (рис. 2).

Интраорганный нервный аппарат ротовой полости дельфинов представлен нервными сплетениями и большим количеством разнообразных терминальных структур. В коже губ, слизистой оболочке десен и твердого неба имеется два нервных сплетения — глубокое и поверхностное. Глубокое расположено в толще дермального слоя губ или собственного слоя слизистой. Оно образовано нервными пучками разного калибра, содержащими различное количество волокон. Большинство нервных стволов в этом сплетении состоит из мякотных волокон. Из глубокого сплетения многочисленные нервные стволы более мелкого диаметра направляются к эпителию и формируют в подэпителиальной области поверхностное сплетение. Оно более нежное, мелкопетлистое, преобладают безмякотные нервные волокна. В слизистой оболочке мягкого неба и дна ротовой полости наблюдается трехслойное расположение нервной ткани, так как на этих участках имеется еще одно сплетение, локализованное на границе подслизистого и мышечного слоев. Находящиеся на разных уровнях сплетения связываются многочисленными нервными стволами.

Рецепторы ротовой полости дельфинов, согласно классификации Б. И. Лаврентьева (1943), можно разделить на свободные и несвободные. В собственно дерме губ и соединительнотканом слое слизистой обо-

лочки десен, неба, дна ротовой полости несвободные рецепторы представлены инкапсулированными тельцами, которые отличаются формой, размерами, строением капсулы, ветвлением терминальных волокон. Большинство концевых нервных структур такого рода можно идентифицировать как колбы Краузе (рис. 4). Они имеют округлую или овальную

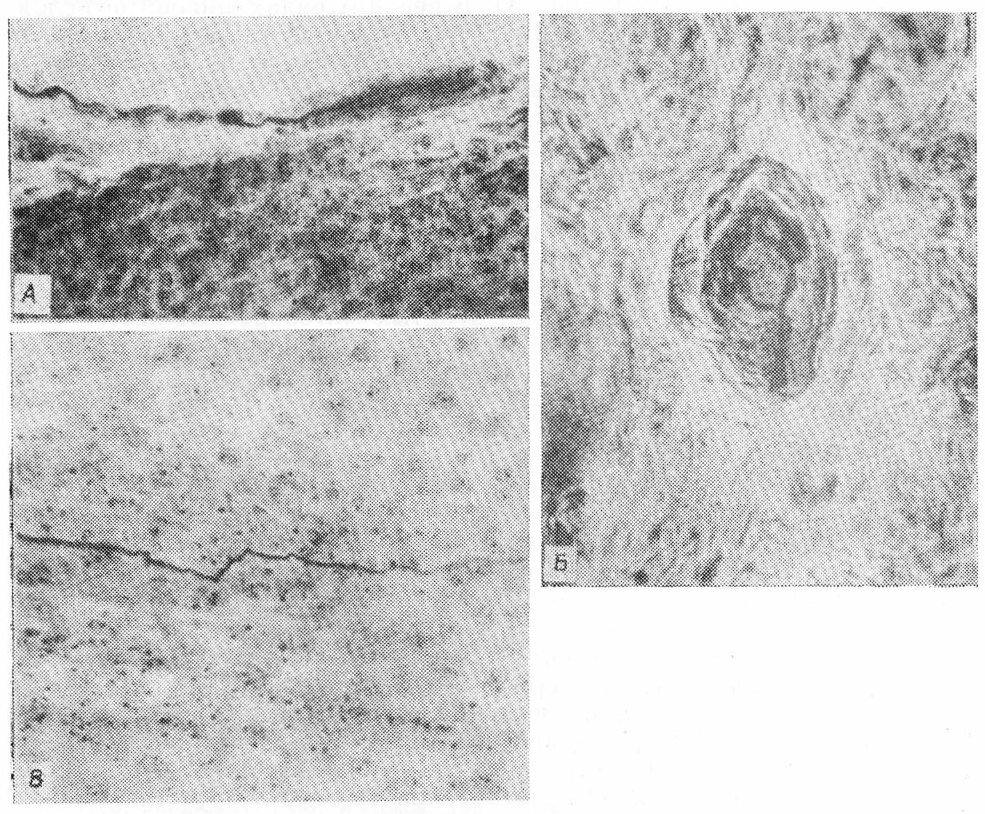


Рис. 4. Типы нервных окончаний в ротовой полости морской свиньи (импрегнация по Бильшовскому-Грос, об. 20, ок. 10):

А — окончание типа колбы Краузе в слизистой оболочке дна; *Б* — инкапсулированный клубочек в слизистой оболочке твердого неба; *В* — нервное волокно среди клеток шиповатого слоя эпителия твердого неба.

форму и двухслойную соединительнотканую капсулу. Менее распространены рецепторы с многослойной капсулой, напоминающие пластинчатые тельца Фатер—Паччини. Они обнаруживаются преимущественно в коже губ. Еще один вид несвободных чувствительных окончаний представлен инкапсулированными клубочками (рис. 4). Такие афферентные приборы встречаются довольно часто, окружены тонкой однослойной капсулой, в их образовании может участвовать одно или несколько мякотных волокон. Рецепторные волокна внутри капсулы ветвятся, образуя клубочки, петли которых более или менее плотно прилегают друг к другу и имеют самую разнообразную форму. Часть инкапсулированных рецепторов снабжена аппаратом Тимофеева. Следует отметить, что концевые колбы часто расположены под углом к эпителиальному слою. На этот факт обращали внимание и другие авторы (Хоменко, 1970; Хаджинский, 1974). Инкапсулированные клубочки встречаются в подэпителиальном слое и в основаниях дермальных сосочков. На мягком небе мы обнаруживали инкапсулированные рецепторы вблизи протоков слизистых желез и среди лимфатических фолликулов.

Свободные рецепторы глубокого слоя слизистой оболочки имеют вид кустиков с более или менее густой арборизацией концевых веточек. Такие нервные структуры довольно часто локализуются вблизи сосудов.

Иногда они образуют сосудисто-тканевые рецепторы. В эпителиальном покрове губ и стенок ротовой полости имеются тонкие нервные стволики и отдельные волокна, проникающие в эпителий из поверхностного сплетения через основания эпидермальных гребешков и вершины дермальных сосочков. Направляясь вверх, они все более истончаются и теряются среди эпителиальных клеток (рис. 4). В верхних рядах шиповатого слоя и ороговевающем слое нервные структуры не обнаружены. Рецепторный аппарат в эпителии представлен свободными нервными окончаниями, имеющими вид усиков, колечек, петель, пуговчатых уголщений.

Результаты анализа количественного распределения рецепторов ротовой полости дельфинов свидетельствуют о повышенной концентрации свободных и несвободных чувствительных нервных окончаний в коже губ, что согласуется с литературными данными (Агарков и др., 1974) о наличии у дельфинов параоральной рефлексогенной зоны, а также в слизистой оболочке оральной поверхности мягкого неба. Наиболее бедно иннервирована слизистая оболочка дна ротовой полости.

Известно, что ротовая полость зубатых китообразных имеет ряд морфологических особенностей, которые носят приспособительный характер, связаны в основном со спецификой питания этих животных и несвойственны наземным млекопитающим (Яблоков, 1958; Гилевич, 1980). Вместе с тем настоящее исследование показало, что на строении иннервационного аппарата полости рта дельфинов адаптация к водному образу жизни отразилась в значительно меньшей степени. Иннервация органов ротовой полости у них происходит за счет тех же источников, что и у наземных млекопитающих, причем сохраняется одна и та же схема ветвления основных нервных стволов и их главных ветвей. Некоторые отличия проявляются в количестве и топографии мелких внутриорганных ветвей, однако эти отклонения в основном находятся в пределах отмечаемой разными авторами индивидуальной и видовой изменчивости данных морфологических признаков.

Проведенное исследование показало, что стенки полости рта дельфинов насыщены разнообразными нервными структурами, совокупность которых образует мощный интраорганный нервный аппарат. Резкий полиморфизм рецепторов полости рта обусловлен тем, что чувствительный нервный аппарат рта подвергается воздействию комплекса экзогенных раздражителей — механических, температурных, химических, проприоцептивных. Из полученных данных явствует, что механическое раздражение — одно из наиболее адекватных для чувствительных нервных окончаний полости рта дельфинов, ибо превалирующей формой рецепторов являются инкапсулированные нервные окончания, а капсула оказывает, как считают современные нейрофизиологи (Ильинский, 1967), большое влияние на механический стимул, изменяя различные его параметры на пути к поверхностной мембране аксона.

SUMMARY. It is stated that in dolphins the mouth floor muscles are innervated by mylohyoid and hypoglossal nerves. Buccal nerve innervates lip skin near mouth angles. The lower alveolar and lingual nerves participate in innervation of gingivae and mouth floor mucosas. A branching diagram of the mentioned nerve stems and their major branches in dolphins is similar to that in terrestrial mammals. Certain distinctions are observed in the number and topography of small intraorgan branches.

A sensitive nerve appratus of the mouth in dolphins is represented by free and not free nerve endings. Incapsulated nerve endings are the most distributed form of ceptors. A sharp polymorphism of the mouth ceptors in dolphins is due to exogenic stimuli of various origin.

Агарков Г. Б., Хоменко Б. Г., Слезин В. Б. Основные морфологические особенности головного мозга и черепно-мозговых нервов дельфинов и других китообразных. Сообщ. I.— Вестн. зоологии, 1973, № 2, с. 3—13.

Агарков Г. Б., Хоменко Б. Г., Хаджинский В. Г. Морфология дельфинов.— К.: Наук. думка, 1974.— 165 с.

Агарков Г. Б., Слезин В. Б., Хоменко Б. Г. Основные морфологические особенности головного мозга и черепно-мозговых нервов дельфинов. Сообщ. II.— Вестн. зоологии, 1975, № 4, с. 20—33.
Гилевич С. А. Функциональная морфология органов ротовой полости некоторых дельфиновых : Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Киев, 1980.— 26 с.
Ильинский О. Б. Вопросы физиологии сенсорных систем. Механорецепторы.— Л. : Наука, 1967.— 96 с.
Клейненберг С. Е., Яблоков А. В., Белькович В. М., Тарасевич М. Н. Белуха.— М. : Наука, 1964.— 455 с.
Куликов В. Ф. О топографии тройничного и лицевого нервов у морской свиньи.— В кн.: Морфология, физиология и акустика морских млекопитающих. М. : Наука, 1974, с. 27—44.
Хоменко Б. Г. Сравнительно-морфологический анализ строения и иннервации лобного выступа дельфинов : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1970.— 29 с.
Хаджинский В. Г. Морфологические и экспериментальные исследования кожных покровов черноморских дельфинов : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Киев, 1972. — 16 с.
Яблоков А. В. К морфологии пищеварительного тракта зубатых китообразных.— Зоол. журн., 1958, **37**, вып. 4, с. 601—611.
Qiacometti B. The skin of the whale (Balaenoptera physalis).— Anat. Res., 1967, **159**, N 1, 33—40.
Hosokawa H., Kamija T. Sections of the dolphin, head (Stenella caeruleoalba).— Sci. Repts. Whales Res. Inst., 1965, **19**, p. 105—133.
Jansen J., Jansen J. K. The nervous system of Cetacea.— In: The biology of marine mammals. N.Y.; London: Acad. Press, 1969, p. 175—252.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР

Поступила в редакцию
2.IX 1981 г.

УДК 591.434—599.537

В. Я. Луханин

АНАТОМИЯ КИШЕЧНИКА ЧЕРНОМОРСКОГО ДЕЛЬФИНА АФАЛИНЫ

Все исследователи, изучавшие кишечник китообразных (Jackson, 1845; Watson, Young, 1880; Jungklaus, 1898; Яблоков, 1958; Kamija, 1962; Клейненберг и др., 1964; Бетешева, Сергиенко, 1964; Бетешева, 1965; Takahaschi, Jamasaki, 1972 и др.), отмечали наличие образования, называемого ими ампулой двенадцатиперстной кишки. Некоторые авторы (Watson, Young, 1880; Бетешева, Сергиенко, 1964 и др.) указывали также, что толстая кишка зубатых китообразных слабо выражена или неотделима от тонкой, а слепая кишка отсутствует. Однако у пресноводного гангского дельфина различаются как тонкий, так и толстый кишечник, отчетливо выражена и слепая кишка (Takahaschi, Jamasaki, 1972).

Выполненное нами анатомическое и топографическое исследование кишечника черноморского дельфина афалины (*Tursiops truncatus ponticus* B.) вносит некоторые коррективы в существующие представления о строении кишечника зубатых китообразных. Материал взят от 12 животных. Использованы методики макромикропрепарирования по В. П. Воробьеву, приготовление распилов по Н. И. Пирогову.

Двенадцатиперстная кишка (intestinum duodenum) по форме напоминает подкову, открытую дорсально. Расположена она между пилорическим отделом желудка и ампулой кишки (рис. 1).

Начальный участок представлен луковицей (bulbus duodeni). Это слабо выраженное образование расположено в каудокраниальном направлении почти горизонтально между привратником и верхним изгибом (flexura superior duodeni) и носит название верхней горизонтальной части двенадцатиперстной кишки (pars horisontalis superior). Слева этот участок прилежит к правой стенке пилорического и второго отдела желудка, справа и сзади — к поджелудочной железе, сверху — к добавочной селезенке, спереди — к задней поверхности левой доли печени.

Нисходящая часть (pars descendens) идет от верхнего изгиба почти вертикально вниз до переднего нижнего изгиба (flexura inferior anterior duodeni), направленного вправо и кзади. Слева этот участок граничит